昆 虫 学 报 *Acta Entomologica Sinica*, July 2018, 61(7): 808 - 814 doi:10.16380/j.kcxb.2018.07.007

沙葱萤叶甲成虫越夏期间糖类、蛋白及脂肪含量的变化

陈 龙[1], 周晓榕[1], 高利军[2], 谭 瑶[1], 庞保平[1,*]

(1. 内蒙古农业大学草原昆虫研究中心, 呼和浩特 010010;
2. 锡林浩特市草原工作站, 内蒙古锡林浩特 026000)

摘要:【目的】明确沙葱萤叶甲 *Galeruca daurica* 成虫在越夏不同阶段主要生理生化指标变化的特点,为进一步揭示其越夏的机理提供基础。【方法】分别采用蒽酮硫酸法和氯仿-甲醇法测定越夏不同阶段(越夏前、越夏期和越夏后)的沙葱萤叶甲成虫体内总糖、海藻糖、糖原、脂肪及水分含量;采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定总蛋白含量。【结果】总糖、水分和总蛋白含量在沙葱萤叶甲成虫越夏前(分别为 26.81 μg/mg, 77.47% 和 63.17 μg/mg)和越夏后(分别为 26.41 ~26.85 μg/mg, 75.29% ~76.65% 和 59.53 ~64.93 μg/mg)显著高于越夏期(分别为 18.77 ~21.14 μg/mg, 61.50% ~67.20% 和 39.82 ~52.54 μg/mg),而糖原含量变化趋势正好相反(越夏前:8.43 μg/mg;越夏后:5.91 ~6.14 μg/mg;越夏期:10.18 ~11.58 μg/mg),脂肪含量在越夏后(11.48% ~11.65%)显著低于越夏前(42.48%)和越夏期(36.05% ~64.79%);脂肪和总蛋白含量在越夏期间逐渐下降,而水分、总糖和糖原含量变化不明显;海藻糖含量在越夏不同阶段波动较大(2.66 ~25.31 μg/mg)。【结论】脂肪和糖原是沙葱萤叶甲成虫越夏的主要能源物质。

关键词: 沙葱萤叶甲; 越夏; 滞育; 糖类; 糖原; 海藻糖; 蛋白; 脂肪

中图分类号: Q968　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 0454-6296(2018)07-0808-07

Change of carbohydrate, protein and lipid contents in *Galeruca daurica* (Coleoptera: Chrysomelidae) adults during oversummering

CHEN Long[1], ZHOU Xiao-Rong[1], GAO Li-Jun[2], TAN Yao[1], PANG Bao-Ping[1,*] (1. Research Center for Grassland Entomology, Hohhot 010010, China; 2. Grassland Station of Xilinhaote City, Xilinhaote, Inner Mongolia 026000, China)

Abstract:【Aim】This study aims to clarify the characteristics of main physiological and biochemical change in *Galeruca daurica* adults at different oversummering stages so as to lay a foundation for revealing the oversummering mechanism.【Methods】The contents of total sugar, trehalose, glycogen, lipid and water in *G. daurica* adults at different oversummering stages (pre-oversummering, during oversummering and post-oversummering) were determined by anthrone-sulfuric acid and methanol-chloroform methods, respectively, and the total protein content was detected by Coomassie brilliant blue G-250 method.【Results】The contents of total sugar, water and total protein in *G. daurica* adults were significantly higher at the pre-oversummering stage (26.81 μg/mg, 77.47% and 63.17 μg/mg, respectively) and post-oversummering stage (26.41 - 26.85 μg/mg, 75.29% - 76.65% and 59.53 - 64.93 μg/mg, respectively) than during oversummering (18.77 - 21.14 μg/mg, 61.50% - 67.20% and 39.82 -

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760517)
作者简介: 陈龙, 男, 1988 年 6 月生, 陕西汉中人, 博士研究生, 研究方向为昆虫生态与分子生物学, E-mail: 15774711140@163.com
* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: pangbp@imau.edu.cn
收稿日期 Received: 2018-01-03; 接受日期 Accepted: 2018-03-03

52.54 μg/mg, respectively), whereas the change trend of glycogen contents was the opposite, being 8.43 μg/mg at the pre-oversummering stage, 5.91 – 6.14 μg/mg at the post-oversummering stage and 10.18 – 11.58 μg/mg during oversummering, respectively, and the content of lipid was significantly less at the post-summering stage (11.48% – 11.65%) than at the pre-oversummering stage (42.48%) and during oversummering (36.05% – 64.79%). The contents of lipid and total protein decreased gradually in *G. daurica* adults during oversummering, while the water, total sugar and glycogen contents showed no obvious change. The trehalose content in *G. daurica* adults at different oversummering stages fluctuated greatly from 2.66 μg/mg to 25.31 μg/mg. 【Conclusion】 Lipid and glycogen are the main energy materials of *G. daurica* adults during oversummering.

Key words: *Galeruca daurica*; oversummering; diapause; carbohydrate; glycogen; trehalose; protein; lipid

糖类、蛋白质和脂肪是昆虫生长发育所必需的主要营养和能源物质,通过呼吸作用按照特定的代谢途径,将其转化为可供虫体生命活动所需的各种营养和能量,以维持昆虫正常的生命活动。昆虫为变温动物,其生命活动受环境条件的制约,高温、低温、干旱和食物缺乏等极端条件会影响其正常生活,同时也威胁昆虫种群和个体生命的维持(徐卫华, 1999)。许多昆虫以滞育的形式度过不良环境条件,滞育是昆虫长期适应不良外界环境进化获得的一种生存本能,为了应对滞育期间不利的环境,在虫体形态、生理生化特性、内分泌和基因调控等方面会发生一系列的变化(Denlinger, 2002; Denekamp *et al.*, 2009)。在滞育前,昆虫会储存脂肪、糖类和氨基酸等营养物质,为昆虫在滞育期间提供能量,同时,体内含水量降低、呼吸速率降到较低水平(Adamek and Fischer, 1985; 高玉红等, 2004)。昆虫在滞育期间降低代谢和呼吸速率水平,以减少营养物质的消耗(Ragland *et al.*, 2009),同时依靠调控营养物质之间的转化来提高抗逆能力,进而降低在滞育期的死亡率(Zhou and Miesfeld, 2009)。如以成虫滞育的马铃薯甲虫 *Leptinotarsa decemlineata* 在滞育前积累大量的脂肪以应对滞育期间不取食造成的能量缺乏(de Kort, 1990; Voss and Ferro, 1992; Hahn and Denlinger, 2007);尖音库蚊 *Culex pipiens* 在滞育期间的脂肪和碳水化合物含量比非滞育期间高出近 2 倍 (Hahn and Denlinger, 2007),保证了昆虫在不利环境中充足的能量供应。相关研究表明,昆虫在滞育期间总蛋白含量会增加,体内过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)和超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)等防御系统保护酶活性提升,来帮助昆虫抵御外界不利环境,安全度过滞育期(张健华等, 2012; 杨光平等, 2013)。麦红吸浆虫 *Sitodiplosis mosellana* 和大斑芫菁 *Mylabris phalerata* 在滞育前储存糖类物质,为滞育期间各项生命活动的能量供应提供保障(仵均祥等, 2004; 朱芬等, 2008)。

沙葱萤叶甲 *Galeruca daurica* 是一种从 2009 年开始在内蒙古草原上突然暴发成灾的新害虫,发生范围不断扩大,危害日趋严重。该虫一年发生 1 代,春季最早 4 月上中旬开始越冬卵孵化为幼虫,6 月初羽化为成虫,成虫取食约 1 周后潜入牛粪、石块及草丛下越夏,越夏期间几乎不食不动,约 3 个月后恢复取食活动,交尾产卵后以卵滞育越冬(昊翔等, 2015; Zhou *et al.*, 2016)。在鞘翅目昆虫中约 90% 的种类以成虫滞育,主要包括瓢甲科、叶甲科和象甲科昆虫(Hodek, 2012)。按照滞育发生的季节,滞育分为冬滞育和夏滞育,然而,至今为止滞育研究多集中于冬滞育的昆虫,其实夏滞育现象在全世界广泛存在,已在 12 个目约 180 种昆虫中发现夏滞育现象,夏滞育虫态在卵、幼虫、蛹和成虫都有分布,尤以蛹和成虫滞育占绝大多数(刘柱东等, 2002a)。我们曾在室内不同光周期和温度组合下饲养沙葱萤叶甲,发现在所有组合下沙葱萤叶甲成虫羽化后取食 7 ~ 10 d 后开始进入几乎不食不动的状态(未发表)。结合多年的田间观察,我们初步认为沙葱萤叶甲成虫以专性滞育的形式越夏。因为一化性昆虫的专性滞育受遗传控制而不受环境条件的控制,如夏滞育的油菜蓝跳甲 *Psylliodes chrysocephala*(刘柱东等, 2002b)。因此,本研究测定了沙葱萤叶甲成虫越夏不同阶段体内总糖、海藻糖、糖原、脂肪、水分和总蛋白的含量,比较分析了其含量差异及变化趋势,以期为进一步揭示沙葱萤叶甲成虫越夏的机理提供必要的依据。

1 材料与方法

1.1 试虫

2017 年春季将上年秋季采集的沙葱萤叶甲越冬卵置于温度 25 ±1℃、相对湿度 70% ±5%、光周期 14L∶10D 的智能型人工气候箱(宁波海曙塞福实验仪器厂)中孵育,幼虫孵化后转移至室内自然变温条件下以沙葱为食连续饲养。越夏不同阶段试虫个体的选择:(1)越夏前(行动活跃、大量取食):成虫羽化后 3 d;(2)越夏期(几乎不食不动、偶尔少量取食):成虫羽化后 7, 10, 15, 25, 40 和 60 d;(3)越夏后(开始恢复活动和取食):成虫羽化后 80 和 100 d。

1.2 沙葱萤叶甲脂肪及含水量的测定

采用氯仿-甲醇法测定脂肪含量及含水量(Colineta *et al*., 2007)。取同一发育阶段的 10 头成虫样品,虫体表面用蒸馏水冲洗,吸水纸吸干成虫表面水分,放置于 1.5 mL 离心管中称虫体鲜重(fresh mass, FM),单头测定,每一处理 10 次重复(头)。将样品放置于烘箱 65℃烘至恒重,称取虫体干重(dry mass, DM),加入 1 mL 氯仿-甲醇(2∶1, v/v)混合液,研磨,2 600 r/min 离心 10 min,弃掉上清液,残渣加 1 mL 氯仿-甲醇混合液进行 2 次混匀,重复离心。将剩余残渣放入烘箱,在 60℃恒温条件下烘烤 48 h 至恒重,称重得到虫体去脂干重(lean dry mass, LDM)。虫体含水量 = (FM - DM)/FM;虫体脂肪含量 = (DM - LDM)/FM。

1.3 沙葱萤叶甲体内总糖、海藻糖和糖原含量测定

采用蒽酮硫酸法测定总糖、海藻糖及糖原含量(仵均祥等, 2004)。取同一时期的 10 头成虫样品,分别称重,单头测定,每一处理 10 次重复。

1.4 总蛋白含量测定

选取同一时期的成虫样品 10 头,单头测定,每一处理 10 次重复。超纯水冲洗,吸水纸吸干体表水分,而后移入预冷的玻璃匀浆器中,加入 1 mL 磷酸盐缓冲液(0.02 mol/L, pH 7.0)在冰浴中充分研磨混匀,匀浆液置于4℃ 10 000 r/min 下离心 15 min,吸取 500 μL 上清液待测(成卫宁等, 2008)。以牛血清蛋白(BSA)(Sigma)作为标准蛋白,采用 Bradford (1976)考马斯亮蓝 G-250 染色法制作标准曲线。

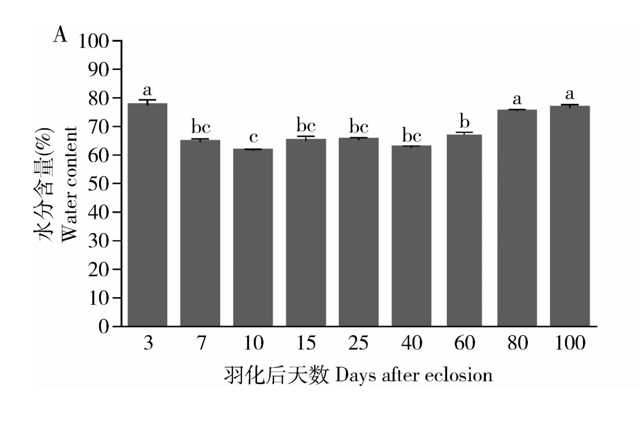
1.5 数据分析

根据待测液的吸光值,在标准曲线上查出相应的糖和蛋白含量,按下式计算供试虫体测试成分的实际含量:虫体含糖量(μg/mg) = [从标准曲线查得的糖含量(μg/mL) × 样品稀释倍数]/虫重(mg);虫体总蛋白含量(μg/mg) = [从标准曲线查得的蛋白含量(μg/mL) × 样品稀释倍数]/虫重(mg)。所得数据用 SPSS 软件中的 one-way ANOVA 中的 Tukey 氏法进行方差分析;使用 GraphPad Prism 7.0 软件进行作图。

2 结果

2.1 沙葱萤叶甲成虫越夏不同阶段的含水量和脂肪含量

从图 1 可知,在沙葱萤叶甲成虫越夏不同阶段,虫体脂肪含量($F = 153.76$, $P < 0.001$)和含水量($F = 31.62$, $P < 0.001$)存在极显著差异。越夏期



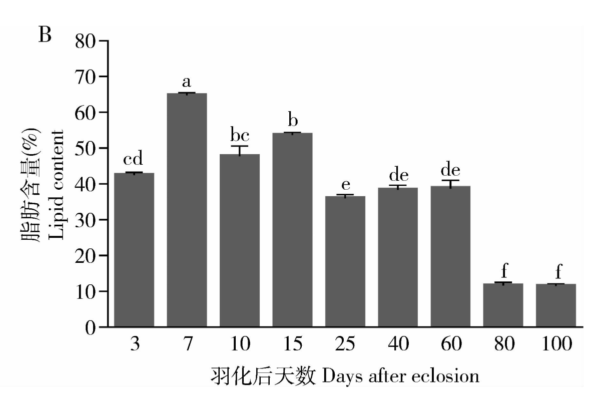


图 1 越夏不同阶段沙葱萤叶甲成虫体内的含水量(A)和脂肪含量(B)

Fig. 1 Contents of water (A) and lipid (B) in different oversummering stages of *Galeruca daurica* adults

越夏前 Pre-oversummering stage: 成虫羽化后 3 d (3 d after adult eclosion); 越夏期 During oversummering: 成虫羽化后 7, 10, 15, 25, 40 和 60 d (7, 10, 15, 25, 40 and 60 d after adult eclosion); 越夏后 Post-oversummering: 成虫羽化后 80 和 100 d (80 and 100 d after adult eclosion). 图中数值为平均值 ± 标准误,柱上不同字母代表差异显著(Tukey 氏检验, $P < 0.05$);图 2 和 3 同。Each bar represents the means ± *SE*, and different letters above bars indicate significant difference by Tukey's test ($P < 0.05$). The same for Figs. 2 and 3.

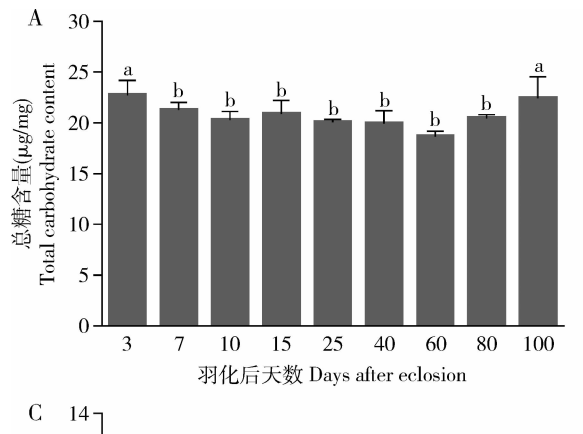
间含水量（61.50% ~67.20%）显著低于越夏前（77.47%）和越夏后（75.29% ~76.65%），而脂肪含量在越夏后显著低于越夏前和越夏期。在越夏期间（羽化后 7 ~60 d）含水量无显著差异（$P>0.05$），而脂肪含量在刚进入越夏期（羽化后 7 d）时最高（64.79%），随后逐渐下降，越夏后达最低值，羽化后 80 d 和 100 d 分别为 11.66% 和 11.48%。

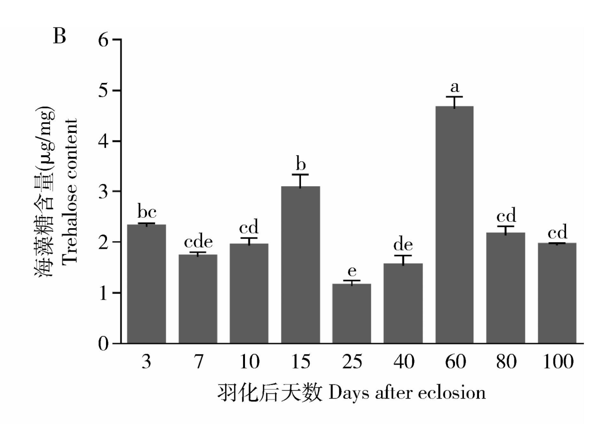
2.2　沙葱萤叶甲成虫越夏不同阶段的总糖、海藻糖及糖原含量

从图 2 可知，总糖含量在越夏期（18.77 ~21.14 μg/mg）极显著低于越夏前（26.81 μg/mg）和越夏后（26.41 ~26.85 μg/mg）（$F=15.22$，$P<0.001$），而糖原含量正好相反（越夏前：8.43 μg/mg；越夏后：5.91 ~6.14 μg/mg；越夏期：10.18 ~11.58 μg/mg），并且总糖和糖原含量在越夏期间（羽化后 7 ~60 d）无显著差异（$P>0.05$）。海藻糖含量在沙葱萤叶甲成虫越夏不同阶段变化较大，越夏前（羽化后 3 d）海藻糖含量高达 23.75 μg/mg，急剧下降至羽化后 7 d 和 10 d 的 11.12 和 11.58 μg/mg，5 d 后又恢复至越夏前的水平，又经过 10 d 后（羽化后 25 d）突然降至最低水平（2.66 μg/mg），越夏期末（羽化后 60 d）再次上升至最高水平（26.51 μg/mg），越夏后（羽化后 80 d）又急剧下降至 11.11 μg/mg，然后又回升至 17.56 μg/mg。

2.3　沙葱萤叶甲成虫越夏不同阶段的总蛋白含量

从图 3 可知，沙葱萤叶甲成虫总蛋白含量在越夏前（63.17 μg/mg）和越夏后（59.53 ~64.93 μg/mg）极显著高于越夏期（39.82 ~52.54 μg/mg）（$F=41.58$，$P<0.001$），且越夏前和越夏后无显著差异（$P>0.05$），进入越夏期后（羽化后 7 -60 d）总蛋白含量有逐渐下降的趋势。





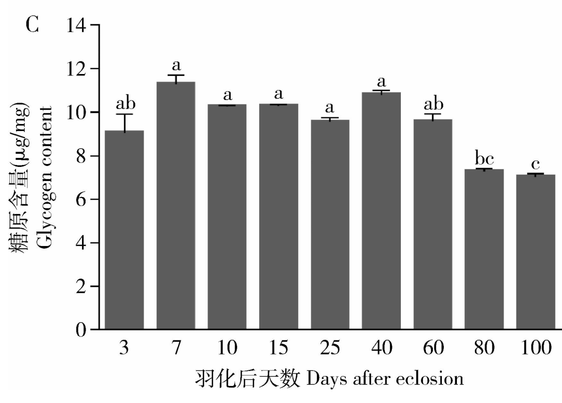


图 2　越夏不同阶段沙葱萤叶甲成虫体内的总糖（A）、海藻糖（B）和糖原（C）含量

Fig. 2　Contents of total carbohydrates (A), trehalose (B) and glycogen (C) in different oversummering stages of *Galeruca daurica* adults

3　讨论

昆虫的能源物质通常都来自食物，其不仅需要将营养物质转变成便于利用的形式，而且还要进行储备，以便在迁飞越冬、越夏和变态发育过程中有足够的能源物质供应所需的能量。滞育准备期间，昆虫必须储存糖类、脂肪、蛋白质等物质，为昆虫滞育

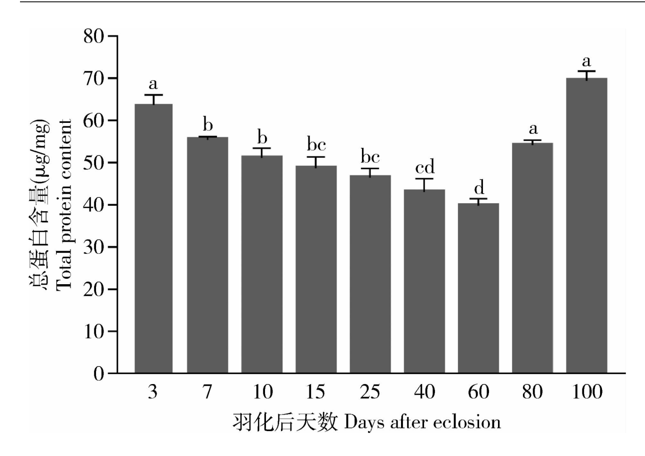


图 3　越夏不同阶段沙葱萤叶甲成虫体内的总蛋白含量
Fig. 3　Total protein content in different oversummering stages of *Galeruca daurica* adults

期间的能量供应提供保障(Hahn and Denlinger, 2007)。昆虫滞育期间,体内含水量低于非滞育昆虫(Danks, 2000)。昆虫在滞育期间降低含水量用来减缓体内代谢活动,避免水分散失,以保证昆虫在滞育期的存活,同时滞育的解除需要一定的湿度,水分的缺乏会导致滞育期的延长(Lees, 1956)。本研究中,沙葱萤叶甲成虫越夏前和越夏后含水量显著高于越夏期。这是因为沙葱萤叶甲成虫羽化 1 周内大量取食,随后几乎不食不动,偶尔少量取食,约 80 d后又开始取食活动,由于取食从食物(沙葱)中获得大量水分,导致越夏前(羽化后 3 d)和越夏结束后(羽化后 80 和 100 d)虫体含水量较高。

脂肪是昆虫滞育期间的能量来源(Poelchau *et al*., 2011),相比糖类,脂肪代谢可以产生高能量和水分,作为能量储存物质就显得更加具有优势(Hahn and Denlinger, 2011)。在七星瓢虫 *Coccinella septempunctata*、龙虱 *Agabus disintegratus* 和眼蝶 *Minois dryas* 夏滞育期间,体内有相当高的脂肪含量(Garcia and Hagen, 1987; Katsoyannos *et al*., 1997; Kida *et al*., 1997)。在本研究中,沙葱萤叶甲成虫体内脂肪含量在刚进入越夏期(羽化后 7 - 15 d)后显著高于其他时期,羽化 25 d 后含量有所下降,而越夏结束后(羽化 80 d 后)急剧下降很可能是代谢消耗所致。

昆虫能量代谢所用的糖类物质包括消化吸收的单糖和血淋巴中储存的海藻糖及肌肉、脂肪体和血细胞内储存的糖原。糖原是昆虫体内主要的能源物质,而海藻糖则是昆虫滞育期间能量的来源(黄伶等, 2016)。地中海灯蛾 *Cymbalophora pudica* 和七星瓢虫在滞育期间均积累大量糖原(Simek *et al*., 1998; 任小云等, 2015)。在本研究中,糖原含量在沙葱萤叶甲成虫越夏期间显著高于其他时期,而海藻糖含量在越夏期间大幅波动。在沙葱萤叶甲成虫越夏前和越夏后,总糖含量显著高于越夏期,而且进入越夏期后含量逐渐下降。造成这一现象的原因可能与沙葱萤叶甲成虫取食有关,由于其在越夏前和越夏结束后大量取食,所以此时虫体内总糖含量较高,而进入越夏期后停止取食,糖分逐渐被消耗而含量下降。本研究与麦红吸浆虫幼虫的研究结果一致,其因老熟幼虫落入土中之前,取食小麦灌浆期的籽粒,所以总糖含量较高(仵均祥等, 2004)。但大豆食心虫 *Leguminivora glycinivorella* 和七星瓢虫滞育期虫体总糖含量显著高于非滞育个体,其原因是在冬滞育期间含有较多的小分子糖类,用来增强虫体的抗寒能力(任小云等, 2015; 程媛等, 2016)。

蛋白质是生命活动主要的承担者。多数研究表明,昆虫滞育期的蛋白含量低于滞育前后,在滞育期间蛋白含量显著降低,可能是由于滞育期间蛋白被大量分解为氨基酸或能量代谢的中间产物,为滞育期间的物质代谢提供原料和能源(Lee *et al*., 1996; 王方海和龚和, 1998; 成卫宁等, 2008; 任小云等, 2015)。在本研究中,沙葱萤叶甲成虫越夏前和越夏结束后虫体总蛋白含量显著高于越夏期,在越夏期含量逐渐下降。这很可能是因为越夏前和越夏结束后通过取食从食物中获得大量蛋白,而越夏期间几乎不取食,体内蛋白由于生理代谢而被消耗含量逐渐减少。但也有结果相反的报道,如烟夜蛾 *Heliothis assulta* 滞育蛹的血淋巴蛋白含量高于非滞育蛹(高玉红等, 2004),在马铃薯甲虫、棉红铃虫 *Pectinophora gossypiella*、草地螟 *Loxostege sticticalis* 和二化螟 *Chilo supprressalis* 也有类似的报道,其原因可能是滞育期间虫体通过合成蛋白来增强自身对外界不利环境的抵抗能力,需要较多的蛋白来满足自身正常发育,从而安全度过滞育阶段(de Kort, 1990; Salama and Miller, 1992; 张健华等, 2012; 杨光平等, 2013)。造成研究结果不同的原因可能与昆虫种类、滞育类型(冬滞育与夏滞育)、滞育虫态及取样方法(血淋巴与整个虫体)等不同有关。

综上所述,沙葱萤叶甲成虫在越夏期间水分、总糖及总蛋白含量较低,而脂肪和糖原含量较高,是越夏期间的主要能源物质。结合室内外行为观察与昆虫滞育期间生理生化特征分析,我们认为沙葱萤叶甲成虫以滞育的形式越夏,但光周期和温度的调控作用及分子机理还有待于进一步研究。

参考文献（References）

Adamek G, Fischer J, 1985. The oxygen consumption of non-dormant and dormant larvae of *Chironomus plumosus* (Diptera). *J. Insect Physiol.*, 31(10): 767 – 772.

Bradford MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, 72(1 – 2): 248 – 254.

Cheng WN, Li YP, Li JJ, Li XL, Wu JX, Wang HL, 2008. Protein contents and electrophoresis patterns of the pre-diapause, diapause and post-diapause larvae in the wheat blossom midge, *Sitodiplosis mosellana* Gehin. *J. Plant Prot.*, 35(2): 155 – 159. [成卫宁，李怡萍，李建军，李修炼，仵均祥，王洪亮，2008. 小麦吸浆虫滞育前后和滞育期蛋白质含量及其电泳分析. 植物保护学报，35(2): 155 – 159]

Cheng Y, Han LL, Zhao KJ, Xu XZ, Li DP, Zhang XX, 2016. Effect of host plants and temperature on the accumulation of carbohydrates and lipid in the soybean pod borer, *Leguminivora glycinivorella* (Mats.) Obraztsov. *Chin. J. Appl. Entomol.*, 53(4): 716 – 722. [程媛，韩岚岚，赵奎军，徐馨竹，李东坡，张旭霞，2016. 寄主植物与温度对大豆食心虫滞育期间糖类和脂质含量的影响. 应用昆虫学报，53(4): 716 – 722]

Colineta H, Vernonb P, Hance T, 2007. Does thermal-related plasticity in size and fat reserves influence super-cooling abilities and cold-tolerance in *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Aphidiinae) mummies? *J. Therm. Biol.*, 32(7 – 8): 374 – 382.

Danks HV, 2000. Dehydration in dormant insects. *J. Insect Physiol.*, 46(6): 837 – 852.

de Kort CAD, 1990. Thirty-five years of diapause research with the Colorado potato beetle. *Entomol. Exp. Appl.*, 56(1): 1 – 13.

Denekamp NY, Thorne MAS, Clark MS, Kube M, Reinhardt R, Lubzens E, 2009. Discovering genes associated with dormancy in the monogonont rotifer *Brachionus plicatilis*. *BMC Genomics*, 10(1): 108.

Denlinger DL, 2002. Regulation of diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 47: 93 – 122.

Gao YH, Zhao T, Guo XR, Luo MH, Jiang JW, 2004. Changes of physiological and biochemical during insects diapause. In: Li DM *et al*. eds. Contemporary Entomological Research – Proceedings of the Entomological Society of China 60th Anniversary Conference and Symposium. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. [高玉红，赵特，郭线茹，罗梅浩，蒋金炜，2004. 昆虫滞育期中生理生化的变化. 见：李典漠等 主编. 当代昆虫学研究——中国昆虫学会成立 60 周年纪念大会暨学术讨论会论文集. 北京：中国农业科学技术出版社]

Garcia R, Hagen KS, 1987. Summer dormancy in adult *Agabus disintegratus* (Crotch) (Coleoptera: Dytiscidae) in dried ponds in California. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 80(2): 267 – 271.

Hahn DA, Denlinger DL, 2007. Meeting the energetic demands of insect diapause nutrient storage and utilization. *J. Insect Physiol.*, 53(8): 760 – 773.

Hahn DA, Denlinger DL, 2011. Energetics of insect diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 56: 103 – 121.

Hao X, Zhou XR, Pang BP, Zhang ZR, Bao X, 2015. Morphological and biological characteristics of *Galeruca daurica* Joannis (Coleoptera: Chrysomelidae). *Acta Agrest. Sin.*, 23(5): 1106 – 1108. [昊翔，周晓榕，庞保平，张卓然，包祥，2015. 沙葱萤叶甲的形态特征和生物学特性研究. 草地学报，23(5): 1106 – 1108]

Hodek I, 2012. Adult diapause in Coleoptera. *Psyche*, 2012: ID249081.

Huang L, Sun LZ, Wang Y, Ru YT, Irfan M, Jiang YR, Shi SL, Yang RS, Li XS, Qin L, 2016. Changes in the expression of trehalose-6-phosphate synthase gene in *Antheraea pernyi* (Lepidoptera: Saturniidae) during pupal diapause termination. *Acta Entomol. Sin.*, 59(9): 938 – 947. [黄伶，孙良振，王勇，汝玉涛，Irfan M，姜义仁，石生林，杨瑞生，李喜升，秦利，2016. 柞蚕蛹解除滞育过程中海藻糖合成酶基因的表达变化. 昆虫学报，59(9): 938 – 947]

Katsoyannos P, Kontodimas DC, Stathas GJ, 1997. Summer diapause and winter quiescence of *Coccinella septempunctata* (Col. Coccinellidae) in central Greece. *Entomophaga*, 42(4): 483 – 491.

Kida Y, Numata H, Fujii H, 1997. Summer diapause in females of *Minois dryas* (Lepidoptera: Satyridae). *Environ. Entomol.*, 26(2): 201 – 206.

Lee KY, Denlinger DL, 1996. Diapause-regulated proteins in the gut of pharate first instar larvae of the gypsy moth, *Lymantria dispar*, and the effect of kk-42 and neck ligation on expression. *J. Insect Physiol.*, 42(5): 423 – 431.

Lees AD, 1956. The physiology and biochemistry of diapause. *Annu. Rev. Entomol.*, 1(1): 1 – 16.

Liu ZD, Wu KJ, Gong PY, 2002a. Summer diapause in insects. *Entomol. Knowl.*, 39(3): 234 – 237. [刘柱东，吴坤君，龚佩瑜，2002a. 昆虫的夏滞育. 昆虫知识，39(3): 234 – 237]

Liu ZD, Wu KJ, Gong PY, 2002b. Regulation and genetic basis of summer diapause in insects. *Entomol. Knowl.*, 39(4): 261 – 264. [刘柱东，吴坤君，龚佩瑜，2002b. 昆虫夏滞育的调控及其遗传基础. 昆虫知识，39(3): 261 – 264]

Poelchau MF, Reynolds JA, Denlinger DL, Elsik CG, Armbruster PA, 2011. A *de novo* transcriptome of the Asian tiger mosquito, *Aedes albopictus*, to identify candidate transcripts for diapause preparation. *BMC Genomics*, 12(2): 251 – 254.

Ragland GJ, Fuller J, Feder JL, Hahn DA, 2009. Biphasic metabolic rate trajectory of pupal diapause termination and post-diapause development in a tephritid fly. *J. Insect Physiol.*, 55(4): 344 – 350.

Ren XY, Zhang LS, Qi XY, An T, Han YH, Chen HY, 2015. Metabolic adaption and evaluation of cold hardiness on diapausing ladybird, *Coccinella septempunctata* L. *J. Environ. Entomol.*, 37(6): 1195 – 1202. [任小云，张礼生，齐晓阳，安涛，韩艳华，陈红印，2015. 滞育七星瓢虫的代谢适应与抗寒性评价. 环境昆虫学报，37(6): 1195 – 1202]

Salama MS, Miller TA, 1992. A diapause associated protein of the pink bollworm *Pectinophora gossypiella* Saunders. *Arch. Insect Biochem.*, 21(1): 1 –11.

Simek P, Sula J, Kostal V, 1998. Physiology of drought tolerance and cold hardiness of the Mediterranean tiger moth *Cymbalophora pudica* during summer diapause. *J. Insect Physiol.*, 44(2): 165 –173.

Voss RH, Ferro DN, 1992. Population dynamics of the Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) in western Massachusetts. *Am. Potato J.*, 69(8): 473 –482.

Wang FH, Gong H, 1998. Measurement and eletrophoresis patterns of haemolymph protein from diapause- and non-diapause-destined *Helicoverpa armigera*. *Acta Entomol. Sin.*, 41(4): 426 –430. [王方海, 龚和, 1998. 滞育和非滞育棉铃虫血淋巴中蛋白质含量及图谱的比较. 昆虫学报, 41(4): 426 –430]

Wu JX, Yuan F, Su L, 2004. Change of carbohydrate contents in larvae of the wheat midge, *Sitodiplosis mosellana* (Gehin) during mature and diapause stage. *Acta Entomol. Sin.*, 47(2): 178 –183. [仵均祥, 袁锋, 苏丽, 2004. 麦红吸浆虫幼虫滞育期间糖类物质变化. 昆虫学报, 47(2): 178 –183]

Xu WH, 1999. Advances in insect diapause studies. *Acta Entomol. Sin.*, 42(1): 100 –106. [徐卫华, 1999. 昆虫滞育研究进展. 昆虫学报, 42(1): 100 –106]

Yang GP, Liu YD, Hou ML, 2013. Changes of the protein and nucleic acid contents and the activities of protective enzymes in diapausing larvae of the rice stem borer, *Chilo supprressalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Acta Entomol. Sin.*, 56(3): 251 –256. [杨光平, 刘玉娣, 侯茂林, 2013. 二化螟滞育幼虫的蛋白和核酸含量以及保护酶活性的变化. 昆虫学报, 56(3): 251 –256]

Zhang JH, Luo LZ, Jiang XF, Zhang L, 2012. Changes in protein and nucleic acid contents in diapause larvae of the beet webworm, *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Acta Entomol. Sin.*, 55(2): 156 –161. [张健华, 罗礼智, 江幸福, 张蕾, 2012. 草地螟滞育幼虫的蛋白和核酸含量变化. 昆虫学报, 55(2): 156 –161]

Zhou G, Miesfeld RL, 2009. Energy metabolism during diapause in *Culex pipiens* mosquitoes. *J. Insect Physiol.*, 55(1): 40 –46.

Zhou XR, Gao JC, Pang BP, 2016. Effects of temperature on the termination of egg diapause and post-diapause embryonic development of *Galeruca daurica* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environ. Entomol.*, 45(4): 1076 –1080.

Zhu F, Li H, Wang Y, Wang XP, Zhou XM, Huang W, Lei CL, 2008. Change of trehalose, glycogen and polyol contents of the diapausing larvae of *Mylabris phalerata* (Pallas) (Coleoptera: Meloidae) at different diapausing stages. *Acta Entomol. Sin.*, 51(1): 9 –13. [朱芬, 李红, 王永, 王小平, 周兴苗, 黄文, 雷朝亮, 2008. 大斑芫菁滞育幼虫在滞育不同阶段体内糖类和醇类含量的变化. 昆虫学报, 51(1): 9 –13]

(责任编辑: 赵利辉)